УДК 576.893.161+593.161.13:591.471.11 © 1994

КЛАССИФИКАЦИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМ ЖГУТИКОНОСЦЕВ СЕМЕЙСТВА TRYPANOSOMATIDAE

А. О. Фролов

Внесен ряд дополнений и изменений в классификацию морфологических форм трипаносоматид. Предложенная схема включает 6 основных морфологических форм: промастиготы, опистомастиготы, эпимастиготы, трипомастиготы, эндомастиготы и амастиготы.

По ходу реализации своих жизненных циклов трипаносоматиды на фоне чередования стадий развития проходят и через смену ряда морфологических форм клеток. Понятия морфологическая форма и стадия, применительно к трипаносоматидам, практически никогда не являются синонимами, однако часто путаются в специальной литературе. Так, обсуждая известную схему морфологических форм трипаносоматид (Hoare, Wallace, 1966), одни авторы называют их стадиями (Hoare, 1972), другие — формами (Ваker, 1974), третьи — морфологическими типами (Molyneux, Ashford, 1983). Сходная картина наблюдается и в отечественной литературе: морфологические формы у Гинецинской и Добровольского (1978) и морфологические стадии у Сафьяновой (1982). Между тем различия между морфологическими формами и стадиями развития трипаносоматид достаточно глубоки, что может быть пояснено рядом примеров. Так, трипаносомы, развивающиеся в крови позвоночного животного и в кишечнике насекомого переносчика, естественно представляют разные стадии развития, но могут быть представлены одной морфологической формой трипомастиготой. Напротив, гомологичные внутриэритроцитарные стадии двух видов Endotrypanum принадлежат к разным морфологическим формам, у одного из них — это трипомастиготы, у другого — эпимастиготы.

Сочетание окраски сухих мазков по Лейшману или по Романовскому— Гимза с наблюдением результата в световом микроскопе представляет собой основной метод исследования морфологии трипаносоматид, на котором базируется классификация их морфологических форм (Hoare, Wallace, 1966). Клетки трипаносоматид не богаты морфологическими признаками. На окрашенных препаратах можно наблюдать форму тела жгутиконосцев, расположение жгутикового кармана (место выхода жгутика из тела клетки), сам жгутик, ядро и кинетопласт (рис. 1). Именно на основании анализа этих признаков и строится классификация морфологических форм трипаносоматид.

Долгое время большинством исследователей признавалось, что отдельные морфологические формы трипаносоматид характерны для определенных родов этих жгутиконосцев. Это служило основанием для их обозначения (рис. 2, A). Выделяли 4 такие формы: лептомонадную, критидиальную, трипанозомную и лейшманиальную. Их отождествляли со стадиями разви-

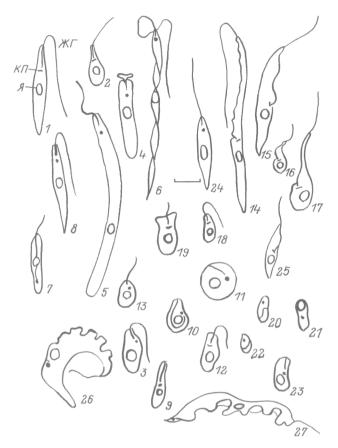


Рис. 1. Различные морфологические формы трипаносоматид (рисунки с препаратов, окрашенных по Романовскому—Гимза).

1, 2 — Leptomonas mycophilus; 3, 4 — L. jaculum; 5, 6 — Phytomonas nordicus; 7—9 — Herpetomonas muscarum; 10—12 — Proteomonas brevicula; 13 — P. inconstans; 14 — Blastocrithidia gerridis; 15, 16 — Bl. miridarum; 17 — Bl. veliae; 18 — Crithidia lucilia; 19 — Cr. fasciculata; 20 — Bl. miridarum; 21 — L. jaculum; 22 — L. oncopelti; 23 — L. pyrrhocoris; 24—26 — Trypanosoma rotatorium; 27 — Tr. percae. 1—6, 8, 24 — промастиготы; 7 — опистомастигота; 9—11, 20—23 — амастиготы; 12, 13, 18, 19 — хоаномастиготы; 14—17, 25 — эпимастиготы; 26, 27 — трипомастиготы (терминология по Ноаге, Wallace, 1966). ЖГ — жгутик, КП — кинетопласт, Я — ядро. Линейка — 10 мкм.

Fig. 1. Various morphological forms of the trypanosomatids. (Camera lucida, Romanovsky—Giemsa stain)

тия жгутиконосцев, добавляя в ряде случаев к этому перечню стадию цисты. Однако в большинстве работ этого периода «цисты» гомоксенных трипаносоматид именуются лейшманиальными формами. По мере накопления знаний о строении клеток трипаносоматид, структуре их жизненных циклов и совершенствования системы семейства недостатки этой классификации становились все более очевидны. Так, в частности, оказалось, что клетки трипаносоматид, имеющие кинетопласт в задней позиции, представлены двумя различными морфологическими формами (описто- и трипомастиготы), «лептомонадные» и «лейшманиальные» стадии были описаны у представителей большинства родов трипаносоматид, а использование термина «критидиальные» формы потеряло всякий смысл после описания рода Blastocrithidia, к которому были отнесены гомоксенные жгутиконосцы с «критидиальной» организацией (Laird, 1959; Wallace, 1966).

Все это привело к необходимости радикальной ревизии классификации

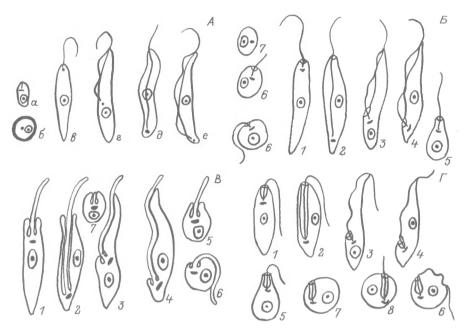


Рис. 2. Классификация морфологических форм трипаносоматид по разным авторам.

A — по Гоару (1925); B — по Hoare, Wallace, 1966 (I—5, 7) и по Hoare, 1972 (I—7); B — по Vickerman, 1976; Γ — по Molyneux, Ashford, 1983. Названия морфологических форм на приведенных схемах: a — лейшманиальная, b — циста, b — лептомонадная, b — критидиальная, d — d — трипанозомная; d — промастиготы; d — опистомастиготы; d — опистомастиготы; d — опистомастиготы; d — амастиготы; d — парамастиготы.

Fig. 2. Schemes of classification of the morphological forms of trypanosomatids from various authors.

морфологических форм трипаносоматид. Такая работа была выполнена в 1966 г. Гоаром и Уоллесом (Ноаге, Wallace, 1966). Основным достоинством предложенной ими системы, появившейся в результате критической оценки большого фактического материала, отягощенного терминологической путаницей, можно считать выработку единой терминологии и отрыв понятия «морфологическая форма» от таксономической зависимости и привязанности к конкретным стадиям развития трипаносоматид. Схема Гоара и Уоллеса наиболее полно и объективно отразила основные достижения эпохи изучения морфологии трипаносоматид под световым микроскопом, подведя по сути ее итог. Почти за три десятилетия своего существования эта классификация претерпела незначительные изменения, о чем можно судить по ряду ее вариантов, которые были опубликованы в наиболее значительных работах в течение последних десятилетий (рис. 2, \mathcal{E} — Γ).

Ниже мы приводим названия морфологических форм трипаносоматид, которые фигурируют на данных схемах, сопровождая их краткими диагнозами. В скобках указаны английские названия этих стадий, а в кавычках наиболее употребимые из устаревших синонимов.

Aмастигота (amastigote) — «лейшманиальные формы», мелкие клетки трипаносоматид округлой или эллипосидальной формы, лишенные свободного жгутика.

Сферомастигота (spheromastigote) — округлые «лейшманиальные формы», обладающие небольшим свободным жгутиком, переходная форма между амастиготами и мастиготами.

Промастигота (promastigote) — «лептомонадные формы» обладают

удлиненной формой тела, кинетопласт лежит перед ядром, жгутиковый карман открывается терминально.

Опистомастигота (opisthomastigote) — «трипаносомная», или «трипаноморфная», форма встречается только у представителей рода *Herpetomonas*. Клетки характеризуются удлиненной формой тела, кинетопластом, располагающимся за ядром, и соответственно длинным жгутиковым карманом, открывающимся терминально.

Эпимастигота (epimastigote) — «критидиальная форма». Форма тела обычно удлиненная, кинетопласт располагается вблизи от ядра, но не заходит за его задний край, жгутиковый карман открывается на латеральной поверхности тела, жгутик подходит к переднему концу клетки, прилегая

к ее поверхности и формируя ундулирующую мембрану.

Трипомастигота (trypomastigote) — «трипаносомная форма», форма тела обычно удлиненная, кинетопласт располагается за ядром, жгутиковый карман короткий, открывается на латеральной поверхности тела. Жгутик прилегает к поверхности клетки, формируя ундулирующую мембрану.

Хоаномастигота (choanomastigote) — клетки имеют форму кувшинчиков, жгутиковый карман короткий и широкий, открывается терминально,

ядро и кинетопласт часто сближены.

В 1974 г. Жанови с коллегами предложили использовать еще два термина: парамастигота (рагатаstigote) — для форм, характеризующихся ядром и кинетопластом, расположенными на одном уровне, и эндомастигота (endomastigote) — для клеток трипаносоматид, имеющих лишь «внутриклеточный» жгутик. Периодически эти термины можно встретить в специальной литературе, однако широкого признания они не получили (Janovy e. a., 1974; Molyneux, Ashford, 1983).

Между тем исследователям, на практике сталкивающимся с описанием трипаносоматид (будь то исследование жизненных циклов, фаунистические работы или описание новых видов этих жгутиконосцев), не всегда удается придерживаться рамок принятой классификации. Прежде всего это объясняется удивительным разнообразием морфологических форм этих протистов, которое мы лишь частично можем проиллюстрировать в нашей работе (рис. 1). Однако возникающие подчас трудности, с нашей точки зрения, объясняются и рядом противоречий, которые заложены в принятой классификации и ее вариантах (рис. 2). Собственно говоря, таких противоречий два. Первое связано с использованием в диагнозах различных морфологических форм трипаносоматид несравнимых признаков, второе вытекает из относительной консервативности любой классификации, следствием чего является некоторое несоответствие устоявшихся взглядов и новых научных данных, в нашем случае касающихся представлений о клеточной организации трипаносоматид.

Основу классификации морфологических форм трипаносоматид, предложенной Гоаром и Уоллесом (Ноаге, Wallace, 1966), составляют признаки, карактеризующие: 1. наличие или отсутствие у клеток трипаносоматид жгутика; 2. расположение отверстия жгутикового кармана на теле клетки; 3. взаимное расположение ядра и кинетопласта относительно переднего конца клетки. По этим признакам у трипаносоматид выделяются 5 из 7 морфологических форм: а-, про-, описто-, эпи- и трипомастиготы. В противоположность этим формам сферомастиготы и хоаномастиготы выделяются по признаку, характеризующему форму тела клеток, а основные признаки не учитываются или играют второстепенную роль. При этом обе морфологические формы имеют определенную таксономическую зависимость. Термин хоаномастиготы предложен для обозначения стадий развития жгутиконосцев рода *Crithidia*, а сферомастиготы — для стадий *Trypanosoma cruzi* (Brack, 1968; Hoare, Wallace, 1966).

Использование в классификации основных морфологических форм трипаносоматид признаков, способных варьировать в широких пределах, с нашей точки зрения, неоправдано. То, что форма тела трипаносоматид относится к числу таких признаков, можно видеть по рис. 1. Можно выделить несколько основных типов клеток трипаносоматид, характеризующихся той или иной формой тела: веретеновидные, булавовидные, эллипсоидальные, сферические, кувшиновидные и т. п. Использование только части из них в качестве самостоятельных и основных признаков отдельных морфологических форм приводит к путанице, особенно если приходится сталкиваться с неопределенными или новыми видами жгутиконосцев. Если классические формы, например промастиготы Leptomonas jaculum и хоаномастиготы Crithidia fasciculata, различаются довольно легко (по форме тела), то клетки других трипаносоматид, не обладающие столь четко выраженными признаками, невозможно уверенно отнести к той или другой морфологической форме. С этой проблемой мы, в частности, столкнулись при описании жгутиконосцев из рода Proteomonas (Фролов, Малышева, 1989а, 1989б, 1992; Подлипаев и др., 1990).

Задача еще более осложняется необходимостью взвешивания несопоставимых признаков, ведь большинство хоаномастигот имеют промастиготную организацию: терминально открывающийся жгутиковый карман и кинетопласт, лежащий перед ядром, а сферомастиготы могут быть либо про-, либо эпи-, либо трипомастиготами.

Перечисленные выше доводы убеждают нас отказаться от включения в схему классификации основных морфологических форм таких типов клеток трипаносоматид, которые выделяются по признакам, характеризующим форму их тела (хоано- и сферомастиготы). Это не влечет за собой утраты какой-либо из форм, а связано лишь с их перераспределением между основными морфологическими формами трипаносоматид (рис. 3).

Термин парамастиготы был использован пока лишь в одном из вариантов классификации морфологических форм (рис. $2, \Gamma$). Жанови с коллегами (Janovy e. a., 1974) предложил этот термин для обозначения переходных форм, кратковременно существующих в процессе трансформации промастигот Herpetomonas в опистомастиготы, и наоборот. Позднее этот термин использовался при описании соответствующих форм жгутиконосцев из родов Herpetomonas, Crithidia, Proteomonas и Leishmania. Однако надо отметить, что формы, у которых кинетопласт располагается на одном уровне с ядром, есть не только у перечисленных выше жгутиконосцев с терминально открывающимся жгутиковым карманом, но и у Trypanosoma и Blastocrithidia. Эти формы не имеют специального названия. Следовательно, либо в схему классификации основных морфологических форм мы должны ввести еще одну форму, ликвидирующую этот пробел, либо вообще отказаться от включения парамастигот в эту схему. Учитывая, что парамастиготы — это, как правило, переходные формы, существующие непродолжительное время и не играющие поэтому существенной роли при описании трипаносоматид, мы предпочитаем второй путь. При этом, чтобы избежать путаницы в диагнозах основных форм, особо оговорим, что положение кинетопласта определяется относительно задней границы ядра, а не всего ядра, как было ранее.

Обратимся теперь к морфологическим формам трипаносоматид, получившим название амастигот. В эту группу, известную с начала века под названием «лейшманиальные формы», объединяют формы жгутиконосцев, которые под световым микроскопом сходны с «амастиготами» лейшманий. Амастиготами называют внутриклеточные и (или) внутритканевые формы Leishmania и T. cruzi и цистоподобные формы Leptomonas и Blastocrithidia, а также любые мелкие округлые или эллипсоидальные формы других

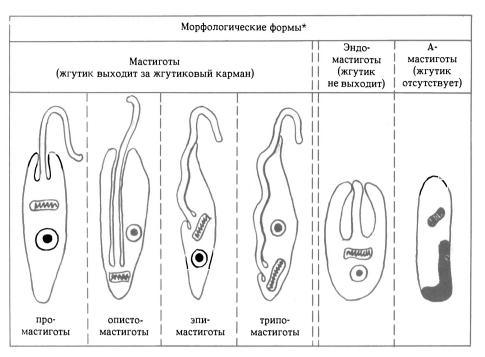


Рис. 3. Схема классификации основных морфологических форм трипаносоматид.

Fig. 3. Scheme of the classification of the basic morphological forms of trypanosomatids.

жгутиконосцев, лишенные (как минимум) свободной части жгутика (Hoare, Wallace, 1966; Vickerman, Preston, 1976; Molyneux, Ashford, 1983). Однако электронно-микроскопические исследования последних десятилетий показали, что на самом деле амастиготы представляют собой гетероморфную группу. Так, оказалось, что «амастиготы» трипаносом и лейшманий имеют жгутик, целиком помещающийся в жгутиковом кармане (Eperon, McMahon-Pratt, 1989; Meyer, De Souza, 1973), сходные формы найдены у Herpetomonas и Proteomonas из насекомых (Фролов, Малышева, 1989а, 1989б, 1990; Janovy e. a., 1974), тогда как «цисты» Leptomonas и Blastocrithidia полностью лишены жгутиков и, вероятно, даже кинетосом (Фролов и др., 1991; Фролов, Скарлато, 1990; Mehlhorn e. a., 1979; Tieszen e. a., 1985, 1989). В этой связи нам представляется необходимым разделить две эти формы трипаносоматид. Для обозначения форм, сохраняющих жгутик, целиком помещающийся в жгутиковом кармане (рис. 4, 1; см. вкл.), мы предлагаем использовать термин эндомастиготы (Janovy e. a., 1974), а название амастиготы мы сохраняем за формами трипаносоматид, полностью лишенными жгутика (рис. 4, 2).

На рис. З представлена схема классификации морфологических форм трипаносоматид с учетом предложенных выше изменений. Эта схема, как нетрудно заметить, основывается на принципах, разработанных Гоаром и Уоллесом, и является по сути дальнейшим развитием их основных положений: освобождением понятия морфологическая форма от таксономической зависимости, отказом от использования «расплывчатых» и несравнимых признаков и использованием современных сведений о клеточной организации трипаносоматид. Для включенных в схему основных морфологических форм трипаносоматид предлагаются следующие диагнозы.

^{*} Использованы морфологические признаки: место выхода жгутика из тела, положение кинетосом и кинетопласта относительно ядер. Пояснения в тексте.

Встречаемость основных морфологических форм у различных представителей Trypanosomatidae

Distribution of the basic morphological forms among various members of the Trypanosomatidae

Жгутиконосец	Морфологическая форма					
	описто- мастигота	амастигота	промасти- гота	эндомасти- гота	эпимастигота	трипомасти- гота
Herpetomonas Crithidia Proteomonas Blastocrithidia Leptomonas Phytomonas Leishmania						
Trypanosoma из амфибий						
Endotrypanum T. cruzi T. brucei						
T. evansi						

Амастиготы (amastigote) — клетки трипаносоматид, лишенные жгутика. Эндомастиготы (endomastigote) — клетки трипаносоматид, обладающие жгутиком, который не выходит за пределы жгутикового кармана.

Промастиготы (promastigote) — клетки трипаносоматид, обладающие жгутиком, выходящим за пределы жгутикового кармана. Жгутиковый карман открывается терминально, кинетопласт располагается в пространстве между дном жгутикового кармана и задним краем ядра.

Опистомастиготы (opisthomastigote) — клетки трипаносоматид, обладающие жгутиком, выходящим за пределы жгутикового кармана. Жгутиковый карман открывается терминально, кинетопласт располагается в пространстве между задним краем ядра и задним концом клетки.

Эпимастиготы (epimastigote) — клетки трипаносоматид, обладающие жгутиком, выходящим за пределы жгутикового кармана. Жгутиковый карман открывается на латеральной поверхности клетки, жгутик подходит к переднему концу клетки, прилегая к ее поверхности и формируя ундулирующую мембрану. Кинетопласт располагается в пространстве между дном жгутикового кармана и задним краем ядра.

Трипомастиготы (trypomastigote) — клетки трипаносоматид, обладающие жгутиком, выходящим за пределы жгутикового кармана. Жгутиковый карман открывается на латеральной поверхности клетки, жгутик подходит к переднему концу клетки, прилегая к ее поверхности и формируя ундулирующую мембрану. Кинетопласт располагается в пространстве между задним краем ядра и задним концом клетки.

Сочетание морфологических форм, выявляемых в жизненных циклах трипаносоматид, лежит в основе построения системы сем. Trypanosomatidae. В этой связи нам представляется необходимым привести в нашей работе и данные о встречаемости различных морфологических форм у представителей группы родов трипаносоматид с учетом внесенных нами изменений. Поскольку отдельные виды и группы видов рода *Trypanosoma* существенно различаются набором морфологических форм, мы считаем целесообразным отразить это в приводимой ниже схеме (см. таблицу).

Список литературы

- Гинецинская Т. А., Добровольский А. А. Частная паразитология. Т. 1. М.: Высш. шк., 1978. 303 с.
- Гоар С. Современное положение вопроса о происхождении, эволюции и классификации трипанозом и родственных форм // Рус. архив протистол. 1925. Т. 3. С. 177—181. Подлипаев С. А., Фролов А. О., Колесников А. А. Proteomonas inconstans
- п. gen., п. sp. (Kinetoplastida: Trypanosomatidae) паразит клопа Calocoris sexgutatus (Hemiptera: Miridae) // Паразитология. 1990. Т. 24, вып. 4. С. 339—346. Са фьянова В. М. Проблема таксономии лейшманий // Лейшмании. Сер. Протозоология. Вып. 7. Л.: Наука, 1982. С. 5—109.
- Фролов А. О., Малышева М. H. Crithidia allae sp. n. и Crithidia brevicula sp. n. (Protozoa, Trypanosomatidae) из клопа Nabis brevis // Зоол. журн. 1989а. Т. 68, вып. 7.
- С. 5—10. Фролов А. О., Малышева М. Н. Цикл развития паразитического жгутиконосца Crithidia brevicula (Trypanosomatidae) в лабораторной культуре // Цитология. 1989б. Т. 31, № 8. С. 971—975.

- 1. 31, № 8. С. 9/1—9/5.

 Фролов А. О., Малышева М. Н. Электронно-микроскопическое исследование эндомастигот Crithidia allae (Trypanosomatidae) // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 6. С. 5—10.

 Фролов А. О., Малышева М. Н. Эндомастиготы особый тип расселительных стадий трипаносоматид рода Proteomonas // Паразитология. 1992. Т. 26, вып. 4. С. 351—354.

 Фролов А. О., Скарлато С. О. Дифференцировка цистоподобных клеток паразитического жгутиконосца Leptomonas mycophilus in vitro // Цитология. 1990. Т. 32, № 10. C. 985—992.
- Фролов А. О., Скарлато С. О., Шаглина Е. Г. Морфология цистоподобных клеток жгутиконосцев Leptomonas jaculum // Цитология. 1991. Т. 33, № 10. С. 960—969.
- Baker J. The evolutionary origin and speciation of the genus Trypanosoma // Symp. Soc. Gen. Microbiol. 1974. N 25. P. 343—366.
- Brack C. Elektronmikroskopische Untersuchungen zum Lebenszyklus von Trypanosoma cruzi. Unter besonderer Berucksichtigung der Entwicklungsformen im Uebertrager Rhodnius prolixus // Acta trop. 1968. Vol. 25. P. 289—294.
- Eperon S., Mc Mahon Pratt D. I. Extracellular cultivation and morphological characterization of amastigote-like forms of Leishmania panamensis and L. braziliensis // J. Protozool. 1989. Vol. 36. P. 502-510.
- C. A. The trypanosomes of mammals. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1972. 749 p.
- Ho a r e C., Wallace F. Developmental stages of Trypanosomatid flagellates: a new terminology // Nature. London. 1966. Vol. 212. P. 1385—1387.

 Janovy J., Lee K., Brumbaugh J. The differentiation of Herpetomonas megaseliae: ultrastructural observations // J. Protozool. 1974. Vol. 21. P. 53—59.

- Laird M. Blastocrithidia n. g. (Mastigophora: Protomonadina) for Crithidia (in part), with subarctic record for B. gerridis (Patton) // Canad. J. Zool. 1959. Vol. 37. P. 749—752. Mehlhorn H., Schaub G. A., Peters W., Haberkorn A. Electron microscopic studies on Blastocrithidia triatomae Cerisola et al., 1971 (Trypanosomatidae) // Tropen-
- med. Parasitol. 1979. Bd 30. S. 289—300. Meyer H., De Souza W. On the fine structure of Trypanosoma cruzi in tissue cultures Meyer H., De Souza W. On the line structure of Irypanosoma cruzi in tissue cultures of pigment epithelium from the chick embryo. Uptake of melanin granules by the parasite // J. Protozool. 1973. Vol. 20. P. 590—593.

 Molyneux D. H., Ashford R. W. The biology of Trypanosoma and Leishmania, parasites of man and domestic animals. London: Taylor and Francis, 1983. 294 p.

 Tieszen K., Molyneux D. H., Abdel-Hafez S. K. Ultrastructure of cyst formation in Blastocrithidia familiaris in Lygaeus pandurus (Hemiptera: Lygaeidae) // Z. Parasitenkal 1985. Vol. 71 P. 170—188

- sitenkd. 1985. Vol. 71. P. 179—188.

 Tieszen K. L., Molyneux D. H., Abdel-Hafez S. K. Host-parasite relationships and cysts of Leptomonas lygaei (Trypanosomatidae) in Lygaeus pandurus (Hemiptera: Lygaeidae) // Parasitology. 1989. Vol. 98. P. 395—400.

 Vickerman K. The diversity of the kinetoplastid flagellates. In Biology of the Kinetoplastida. Vol. 1. London: N. Y.; San Francisko: Acad. Press, 1976. P. 1—34.

 Vickerman K., Preston T. M., Comparative cell biology of the kinetoplastid flagellates // Biology of the Kinetoplatida. Vol. 1. London; N. Y.; San Francisko: Acad. Press, 1976. P. 35—130.

- 1976. P. 35—130.
 Wallace F. G. The trypanosomatid parasites of insects and arachnids // Exp. Parasitol. 1966. Vol. 18. P. 124—193.
- ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

CLASSIFICATION OF THE MORPHOLOGICAL FORMS OF FLAGELLATES FAMILY TRYPANOSOMATIDAE

A. O. Frolov

Key words: Trypanosomatidae, Morphological forms, Klassification

SUMMARY

The partial revision of the generally accepted classification of the morfological forms of trypanosomatid flagellates (Hoare, Wallace, 1966) is proposed. Only «flagellar» characteristics without evaluation of the form of the body and sistematic position of the flagellates are used in the new variant of the classification. Six basic morfological forms of trypanosomatids have been included in proposed scheme: amastigotes, endomastigotes, promastigotes, opisthomastigotes, epimastigotes, trypomastigotes.

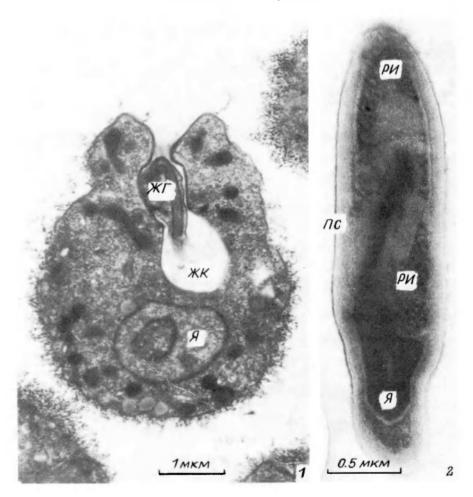


Рис. 4. Различия в ультратонкой организации эндомастигот и амастигот.

I — эндомастигота $Proteomonas\ brevicula;\ 2$ — амастигота $Leptomonas\ oncopelti;\ \Pi C$ — плазмалемма с прилегающим слоем специализированной субпелликулярной цитоплазмы; PH — рибосомы. Остальные обозначения такие же, как на рис. I .

Fig. 4. Ultrastructural differentiation between endomastigotes (1) and amastigotes (2).